

BİTKİLERDE UYARILMIŞ DAYANIKLILIK

Ş.Evrin ARICI¹ Nejla YARDIMCI¹

ÖZET: Bitkiler, bir patojenin saldırısına uğradıkları, veya strese maruz kaldıklarında, savunma mekanizmalarını aktif hale getirirler. Bitkilerin patojenlere karşı kendilerini savunma ve dayanıklılıklarını artırma amacıyla geliştirdikleri bu sistem uyarılmış dayanıklılık (induced resistance) adını alır. Bu sistemden yola çıkılarak bitkilere çeşitli uyarıcılar uygulandıktan sonra nekroz oluşumu, fitoaleksinler ve PR (patogenesis-related)-proteinlerinin akümüasyonu gibi bitkinin dayanıklılık mekanizmasının aktivasyonu sağlanabilmekte ve bitkilerde uyarılmış dayanıklılık gerçekleştirilerek hastalıklar baskı altına alınabilmektedir.

Anahtar kelimeler: uyarılmış dayanıklılık, aktivatör, fitoaleksin, stres.

INDUCED RESISTANCE IN PLANTS

SUMMARY: Plants have been activated their own protection mechanisms when attacked by the pathogens or get stressed. The plants are developed a system due to increase their resistance and defend against pathogens, this system is called "induced resistance". According to this system the plant resistance mechanism activation such as occurring of necrosis accumulation of phytoalexin and PR- (pathogenesis related) proteins after kinds of activator applied to plants can be provided and plant diseases can be controlled by induced resistance in plants.

Key words: induced resistance, activator, phytoalexin, stress

GİRİŞ

İnsan ve hayvanların sahip oldukları savunma sistemleri sayesinde hastalıkların kontrol altına alınabildiği yıllardan beri bilinen bir gerçektir. Bu sisteme benzeyen bir mekanizmanın bitkilerde de bulunduğu ve bir patojenin saldırısına uğrayan, ya da strese maruz kalan bitkilerin savunma mekanizmalarını aktive ettikleri belirlenmiştir. Bitkilerde bu sistemin etkisine uyarılmış dayanıklılık (induced resistance) adı verilir. Bu kompleks sistemde Çeşitli uyarıcılar rol oynamaktadır. Uyarılmış dayanıklılık sistemi, lezyon oluşturan patojenlerle bitki arasında gelişir. Bu mekanizma ilk enfeksiyondan birkaç gün sonra meydana gelir, birkaç hafta devam eder. Uyarılmış dayanıklılıkta, savunma mekanizması aktif duruma geçerek, bitki dokularında fitoaleksin üretilmeye başlanmakta ve bitki patojenlere karşı dayanıklı olmaktadır. Bu sistemde rol alan fitoaleksinlerin *Leguminosaceae* familyasında isoflavonoid, furanoacetylene; *Solanaceae* familyasında terpenoid, polyacetylene ve phenylpropanoid phenol yapısında olduğu bilinmektedir (Agrios, 1997). Uyarılmış dayanıklılık çalışmaları ile bitkilerde meydana gelen hastalıklar kontrol edilebilmekte, ya da bitkilerde dayanıklılık artırılabilir.

Bitkilerde uyarılmış dayanıklılıkla ilgili ilk çalışmalar 1961 yılında yapılmıştır (Ross, 1961). Laboratuvar

koşullarında gerçekleştirilen bu çalışmalarda tütün mozaik virüsü (TMV)'nin oluşturduğu hastalığın şiddetinde, azalma gözlenmiştir.

Uyarılmış dayanıklılık, bitkilerde patojenlere karşı üç şekilde etkili olmaktadır (Schönbeck ve ark., 1993):

1. Biyotik (fungus, bakteri, virus, yaralanma) ve abiyotik (ultraviole, çeşitli kimyasal maddeler) uyarıcılar, bitkilerde hastalığa yol açan patojenlerin etkisini azaltabilmektedir.
2. Uyarıcıların kullanılmasıyla (*Bacillus subtilis*) bitkilerde hastalığa karşı dayanıklılık artabilmektedir.
3. Uyarılmış dayanıklılık patojene bağlı olarak, bitkilerde spesifik bir şekilde etkili olabilmektedir.

Böylece aynı konukçu bitki üzerinde birden çok patojenin neden olduğu hastalık zararı azaltılabilmektedir.

Uyarılmış dayanıklılık, lokal ve sistemik olmak üzere iki şekilde ortaya çıkabilir. Dayanıklılığın lokal olarak teşviki sınırlı olup, kimyasalların ya da yaralanmanın neden olduğu nekrozların çevresinde ortaya çıkar. Sistemik dayanıklılık durumunda ise dayanıklılık bitkinin tamamına yayılmaktadır. Bu tip dayanıklılık lokal bir dayanıklılıkla da başlayabilir (Ward ve ark., 1991). Her iki dayanıklılık formunda da sıcaklık ve ışık etkili faktörlerdir.

¹ Süleyman Demirel Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bitki Koruma Bölümü/Isparta
Geliş Tarihi : 02.06.2000

Bitkilerde uyarılmış dayanıklılık, fungus, bakteri, virus, sınırlı mikrobiyal enfeksiyon, yaralanma (biyotik), ultraviyole, ve kimyasal maddelerin uygulanmasıyla (abiyoetik) gerçekleştirilir. Biyotik ve abiyoetik uyarıcıların uygulanması ile bitki, patojen tarafından enfeksiyona uğramışçasına tepki göstererek savunma mekanizmasını harekete geçirir (Kuc, 1982; Dehne ve ark., 1984). Bitkilerde uyarılmış dayanıklılığı sağlamak amacıyla yapılan çalışmalarda; indol asetik asit (INA), salisilik asit (SA), benzothiazole (BTH), DL-3-aminobutirik asit (BABA) ve metil jasmonik asit (MJA) gibi kimyasal uyarıcılar kullanılmaktadır. Bu uyarıcılar, bitkilere kök, gövde veya yapraklardan uygulanabilir (Malamy ve ark., 1990; Cohen ve ark., 1993). Bunların yanısıra civa, bakır kloroid, etilen ve metabolik uyarıcılar da aktif uyarıcılar olarak kullanılmaktadır (Schlösser, 1997). Bitkilerde dayanıklılığın teşviki, uyarıcıların uygulanması ile patojen inokulasyonu arasındaki zamana bağlıdır. Bu süre en az 1-3 gün olmalıdır (Schönbeck ve ark., 1993).

Dayanıklılığı uyarmak amacıyla uygulanan uyarıcı maddeler, bitkilerde geniş bir fizyolojik değişime yol açar. Yaralanma ve patojen saldırılarına karşı bitkilerdeki sistemik reaksiyonlarda rol alan sinyal mekanizmaları üzerindeki araştırmalara son yıllarda başlanmıştır. Uyarıcıların uygulanmasıyla birlikte bitkide sinyal bileşikleri üretilmeye başlanır. Bu bileşikler, floem dokularında hareket ederek bitkinin her tarafına yayılır. Öncelikle saldırıya uğramış olan hücrelere, daha sonra sağlıklı dokulara bir sinyal translokasyonu gerçekleşir. Böylece, uyarılmış dayanıklılık sayesinde sinyal bileşikleri enfeksiyon bölgesinden uzak bölgelere taşınmakta, bu sinyaller, patojene karşı bitkinin savunma mekanizmasını aktif duruma getirmektedirler. En önemli sinyal bileşikler, etilen ve salisilik asittir (Yang ve ark., 1997; Raskin, 1992).

Etilen: Bu hormon, yaralanma ve savunma tepkisinde bir sistemik sinyal görevi görür. Etilen gaz yapısında olduğu için sistemik olarak apoplast yolu ile hareket edebilir. Endogen etilen düzeyi yaralanma, çevresel stresler ve patojenlere tepki olarak artar. Endogen etilen düzeyinin bloke edilmesi TMV ile enfekteli tütünde PR proteinlerin birikimini azaltır. Bu durum *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* veya *Fusarium solani* f.sp. *pisi* ile enfekteli bezelyede tam tersidir (Yang ve ark., 1997).

Salisilik asit: Uyarılmış dayanıklılıkta sinyal görevi yapan diğer bir bileşik de salisilik asittir. Salisilik asitin

(SA) bir çok bitkide doğal bir ürün olduğu uzun süredir bilinmektedir. SA, bitki bünyesinde bulunduğu gibi, dışarıdan da uygulanabilmektedir. SA'nın büyümeyi düzenleyici olarak görev yapmasının yanısıra, hastalık ve zararlılara karşı bitkinin savunma mekanizmasında sinyal görevi yaptığı ve dayanıklılığı teşvik ettiği belirtilmektedir (Raskin, 1992). Bitkinin çiçek açmasını ve tohumların çimlenmesini etkiler. Ayrıca exogen SA; PR proteinlerin birikmesini aktive ederek, bitkiyi patojene karşı korumaktadır (Malamy, 1990).

SA, bir çok bitkide oluşan fenolik bir bileşiktir. Fenolik bileşikler, bitkinin büyümesini hızlandırmakta, gelişmesinde ve diğer organizmalarla interaksyonunda önemli bir rol oynamaktadır. Örneğin, fenolik bileşikler bitki hücre duvarında önemli bir parça olan lignin biyosentezinde gereklidir. Özellikle, fitoaleksinin gibi fenolik bileşikler, mikroorganizmalar, böcek ve diğer herbivorlara karşı kimyasal savunmada önemli rol oynamaktadırlar (Raskin, 1992).

Uyarılmış dayanıklılıkta sinyal maddelerinden endogenesis SA önemli bir rol oynar. Bitkilerde patojenler tarafından gerçekleştirilen enfeksiyonlardan sonra SA'da artış gözlemlendiği bildirilmektedir (Yang ve ark., 1997). TMV'ye dayanıklı tütün bitkilerinde (Xanthi-nc), TMV inokule edilmiş yapraklarda SA düzeyinin 50 kat arttığı saptanmıştır. Bu oran enfekteli olmayan yapraklarda 10 kat olmuştur. Çalışmalar, PR-1 genlerinin teşviki ve sistemik olarak korunmuş yaprakların yüksek SA düzeyi sergilediğini göstermektedir (Malamy, 1990).

Yapılan çalışmalar sonucunda, SA ya da diğer benzoik asitlerin uygulanmasından sonra tütün bitkisinde dayanıklılığın uyarıldığı ve PR-proteinlerinin arttığı saptanmıştır (White, 1979). Uyarılmış dayanıklılık mekanizmasında görev yapan endogenesis SA, PR-proteinlerini ve diğer savunma mekanizmalarını aktif hale getirmektedir. Sistemik dayanıklılığın gelişimi için SA'nın mutlaka gerekli olduğu sonucuna varılmasına rağmen, görevi tam olarak saptanamamıştır.

Uyarılmış dayanıklılık mekanizması, fitoaleksinlerin yanısıra fungal gelişimi engelleyen PR-proteinlerinin, thauman benzeri proteinlerin, β -1,3-glukanaz ve kitinazın, fungal ve bakteriyel hücre duvarlarına zarar veren litik enzim sentezinin, papilla, suberin, lignifikasyon, kallus ve agglutininin oluşumunda da aktif rol oynamaktadır (Vidhayasekaran, 1997). PR-proteinlerden bir kısmı yapraklarda hücreler arası boşluklarda, bir kısmı da hücre içerisinde toplanır (Van-Loon, 1985). Her iki PR-protein grubu da bitkilerde

dayanıklılık mekanizmasında etkilidir. PR-proteinleri olarak bilinen ve hidrolazlardan olan glikonaz ve kitinaz enzimleri bitki savunmasında; ya doğrudan fungusların hücre duvarını yırtarak, ya da diğer savunma mekanizmalarının aktivasyonu için uyarıcı görev yaparak dolaylı bir biçimde etkili olmaktadır (Mauch ve ark., 1988).

Yapılan bir çalışmada, *Phytophthora megasperma*'nın miselyum hücre duvarlarından izole edilen β -1,3- β -1,6-glukanazın uyarıcı olarak kullanıldığı ve bu uyarıcıların bitkide fitoaleksinin üretiminde bir artışa neden olduğu ve bu hastalığa karşı bir dayanıklılığın oluştuğu belirtilmektedir (Agrios, 1997). Bitkide lignin ve fitoaleksinler gibi antimikrobiyal bileşiklerin, serbest bir şekilde aktif olduğu ve PR-proteinleri ile fitoaleksinin sentezini teşvik ettiği ifade edilmektedir (Dean ve Kuc, 1987).

Fitoaleksinler ilk kez 1940 yılında bulunmuştur (Müller ve Borger, 1940). Dayanıklılığın teşviki ile antimikrobiyal etkiye sahip olan fitoaleksinler, hızlı bir şekilde üretilirler. Fitoaleksinlerin üretiminde lignin, hücre duvar proteini ve antimikrobiyal peptid gibi çeşitli enzimlerin üretimi artar. Ayrıca fitoaleksinlerin, fungusların misel artışını engellemesinin yanısıra bakteri, nematod ve diğer organizmalara karşı toksik etki gösterdiği bildirilmektedir (Vidhayasekaran, 1997).

Bu güne kadar bitkilerde hastalıklara karşı dayanıklılığı teşvik etmek amacıyla yapılan çalışmalarda çeşitli biyotik ve abiyotik uyarıcılar uygulanmıştır. Domateste *Verticillium* solgunluğuna karşı dayanıklılığı uyarmak için *Verticillium albo-atrum*'un avirulent bir ırkı kullanılarak dayanıklılık uyarılmıştır (Sequeira, 1983). Bitki büyümesinde etkili olan bir çok maddeler (Fosfor-D) ve herbisitler (trifularin) domates bitkisinde *Fusarium* solgunluğuna karşı dayanıklılığı meydana getirmiştir (Grienstein ve ark., 1984). BTH farklı bitkilere uygulandığında bitkideki PR-proteinlerinin hızlı bir şekilde aktive edildiği ve hastalık belirtilerinin azaldığı gözlenmiştir (Friedrich ve ark., 1996). 3, DL-amino butirik asiti domates bitkisine uygulandığında *Phytophthora infestans* solgunluğu oluşumunun büyük oranda azaldığını bildirmiştir (Cohen ve Gisi 1994; Arcı, 1998). Uyarılmış dayanıklılık geniş spektrumlu bir etkiye sahip olup uzun süre bitkide bulunmaktadır. Örneğin, tütün bitkisinde BTH, *Cercospora nicotiana*, *Peronospora tabacina*, *Erwinia carotovora*, *Phytophthora parasitica*, *Phytophthora infestans*, ve tütün mozayik virusuna karşı etkili olmuştur (Vernooij ve ark., 1995; Arcı, 1998). Domateste *Fusarium*

solgunluğuna karşı dayanıklılığı teşvik etmek amacıyla *Fusarium oxysporum*'un avirulent bir ırkı kullanılmıştır. İnokulasyon sonucu bitkide kitinaz, β -1,3-glukanaz ve β -1,3-glukosidaz aktivitesinde bir artış ortaya çıkarak domateste *Fusarium* solgunluğuna karşı bir korunma sağlanmıştır (Vidhayasekaran, 1997).

Tütün bitkisinde TMV, hem diğer virüslere karşı, hem de *Phytophthora nicotina* ve *Pseudomonas tabaci* gibi fungus ve bakterilere, hatta bazı aftilere karşı sistemik bir dayanıklılık sağlamıştır. Bunun aksine tütün bitkisinde kök lezyonlarına neden olan *Pseudomonas syringae* gibi bir bakteri ile inokulasyonu sonucu tütün bitkisinde TMVye karşı bir sistemik dayanıklılık gelişmiştir (Agrios, 1997).

Armutlarda ateş yanıklığına (*Erwinia amylovora*) karşı bitki paraziti olmayan bir bakteri ile inokulasyon sonucunda armutlarda, ayrıca bazı kabakgöl bitkilerinin genç dönemlerinde aynı fungus ile inokulasyonu sonucunda *Colletotrichum lagenarium*'a karşı dayanıklılık ortaya çıkmıştır (Agrios, 1997).

Patojenlerden elde edilen veya bitkilerde doğal olarak meydana gelen bileşiklerin konukçu bitkilere uygulanmasıyla, konukçu bitkilerde patojenlere karşı dayanıklılığın sağlanabileceği yukarıda anlatılan çalışmalardan açıkça görülmektedir. Ayrıca patojenik olmayan bakterilerin suda çözünmüş fraksiyonları, patojen olmayan funguslardan elde edilen polisakaritler veya bitkilerden elde edilen protein yapısındaki bileşiklerin bitkilere uygulanmasıyla da patojenlere karşı bir dayanıklılık ve hastalıklardan korunma sağlanabilmektedir.

Bitkilerde Uyarılmış Dayanıklılığın Avantajları Dezavantajları

Bitkilerde uyarılmış dayanıklılığın avantajları şunlardır (Schönbeck ve ark., 1993; Dehne ve ark., 1984).

1. Bakteriyal, fungal ve özellikle diğer mücadele yöntemlerinin yetersiz kaldığı viral hastalıklara uygulanabilir.
2. Dayanıklılık, bitkide varolan mekanizmadan kaynaklandığı için insan sağlığı açısından olumsuz etkisi yoktur. Ayrıca pestisitler gibi çevreyi olumsuz yönde etkilemez.
3. Uyarılmış dayanıklılık bitkinin pek çok mekanizmasının değişimi ile kazanıldığı için kalıcıdır. Patojenin bu dayanıklılığı kırmaya söz konusu değildir.
4. Uyarılmış dayanıklılık sistemik ve kalıcıdır.

5. Uyarılmış dayanıklılık aşı yolu ile (örneğin kabakgiller ve tütünde) nakledilebilmektedir.

Bitkilerde patojenlere karşı elde edilen uyarılmış dayanıklılığın bazı dezavantajları da bulunmaktadır. Bunlar:

1. Uyarıcıların büyük alanlara uygulanması durumunda ekonomik olmamaktadır.
2. Biyotik uyarıcılarla bitkide dayanıklılık teşvik edilmeye çalışıldığında bazı durumlarda epidemiyeye yol açabilmektedir.
3. Uyarılmış dayanıklılığı sağlamak için gerekli kimyasal uyarıcıların her bitki için hangisi olduğu henüz tam olarak bilinmemektedir.

KAYNAKLAR

- Agrios, G. N., 1997. How plants defence themselves against pathogenesis. In: Plants Pathology. G. H. Agrios, ed., Dead. Press, New-York, sayfa: 104-114.
- Ancı, Ş. E., 1998. Induced resistance against *Phytophthora infestans* by chemical inducers BION and BABA on tomato plants. In: Magisterarbeit. Institut für Pflanzenkrankheiten der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn-Almanya
- Cohen, Y., U. Gisi, T. Niedermann, 1993. Local and systemic protection against *Phytophthora infestans* induced in potato and tomato plants by jasmonic acid and jasmonic methyl ester. *Phytopathology*, 83; 1054-1082.
- Cohen, Y., U. Gisi, 1994. Systemic translocation of C-DI-3 aminobutyric acid on tomato plants in relation to induced resistance against *Phytophthora infestans*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 45, 441-456.
- Dean, R. A., J. Kuc, 1987. Immunisation against disease. The Plant fight back. In Cambridge, sayfa: 383-410.
- Dehne, H.-W., K. Stenzel, F. Schönbeck, 1984. Zur Wirksamkeit induzierte Resistenz unter Praktischen Anbaubedingungen III: Reproduktion Echter Mehltäupilze auf Induzierte Resistenzen Pflanzen. *Z. Pf. Krankh. Pfl.Schutz.* 91, 258-265.
- Friedrich, L., K. Lawton, W. Ruess, P. Masner, N. Specler, M. G. Rella, B. Meier, S. S. Dincher, T. Staub, S. Uknes, J. P. Mettraux, H. Kessmann, J. Ryals, 1996. A benzothiazole derivate induces systemic acquired resistance in tobacco. *Plant. J.* 10, 61-70.
- Grienstein, A., N. Lisler, J. Katan, Y. Eshel, 1984. Herbicide-induced resistance to plant wilt diseases. *Physiol. Plant Pathol.* 24, 347-356.
- Kuc, J 1982. Induced immunity to plant disease. *BioScience* 32, 854-860.
- Malamy, J., D. F. Klessig, I. Raskin, 1990. Salicylic acid and plant disease resistance. *The Plant Journal* 2 (5), 643-654.
- Mauch, F., B. Mach-Mani, T. Buller, 1988. Antifungal hydrolases in pea tissue. II. Inhibition of fungal growth by combinations of chitinase and β -1,3- glucanase. *Plant Physiol.* 88, 936-942.
- Müller, K., H. Borger, 1940. Experimentelle Untersuchungen die Phytophthora-Resistenz der Kartoffel. *Arb. Biol. Reichsanst. Land-Forstwirtschaft. Berlin-Dahlem.* 23, 189-231.
- Raskin, J., 1992. Role of Salicylic acid in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 43:439-463.
- Ross A. F., 1961. Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants. *Virology* 13: 340-358.
- Schlösser, E., 1997. Inkompatible Wirt- Pathogen- Beziehungen. In: *Algemelne Phytopathologie.* Georg Thieme Verlag, Stuttgart, sayfa: 286-308.
- Schönbeck, F., U. Steiner, T. Kraska, 1993. Induzierte Resisten: Kriterien, Mechanizmen, Anwendung und Bewertung. *Z. Plankrank. Pfl.Schutz.*, 100, 541-557.
- Sequeira, L., 1983. Mechanism of induced resistance in plants. *Ann. Rev. Microbiol.* 37, 51-79.
- Van-Loon, L. C., 1985. Pathogenesis-related proteins. *Plant. Mol. Biol.* 4, 111-116.
- Vernooij, B., L. Friedrich, P. Ahl-Goy, T. Staub, H. Kessmann, J. Ryals, 1995. 2,6-dichloroisonicotinic acid- induced resistance to pathogenesis without the accumulation of salicylic acid. *Mol. Plant Microbe Interact.* 8, 228-234.
- Vidhayasekaran, P., 1997. Pathogenesis-related proteins and other antifungal proteins. In: *Fungal pathogenesis in plants and crops.* P. Vidhasekaran, ed., M. Dekkar press, Madison Avenue, New-York.
- Ward, E. R., S. J. Uknes, S. C. Williams, S. S Dincher, D. L. Wiederholt, A. Alexander, P. Ah-Goy, J. P. Mettraux, (1991). Coordinate gene activity in response to agents that induce systemic acquired resistance. *Plant Cell* 3, 1085-1094.
- White, R.F., 1979. Asetyl salicylic acid (aspirin) induced resistance to tobacco mosaic virus in tobacco. *Virology* 99, 410-412.
- Yang, Y., J. Shah, D. F. Klessig, 1997. Signal perception and transduction in plant defense resppons. In: *Genes&Developmentment* 11: 1621-1639. Cold Spring Herbor Laboratory Press ISSN 0890-9369/ 85.00